Gadeau de Kerville de son voyage zoologique en Syrie (Avril–Juin 1908). In: Voyage zoologique d'Henri Gadeau de Kerville en Syrie. **4**, 59–64.
Wassif, K. (1962): The serotine bat, *Eptesicus isabellinus innesi* Lataste from Egypt. Bull. zool. Soc. Egypt **17**, 108–110.
Wettstein, O. von (1913): Wissenschaftliche Ergebnisse der Expedition nach Mesopotamien 1910. Die Chiropterenausbeute. Ann. nat.-hist. Mus. Wien **27**, 465–471.

Authors' addresses: Dr. Iyad A. Nader, College of Education, King Saud University, Abha branch, P.O.Box 157, Abha, Saudi Arabia; Dr. Dieter Kock, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, D-6000 Frankfurt a. M. 1

Zur Phylogenie und Ausbreitungsgeschichte mediterraner Hausmäuse (Genus *Mus* L.) mit Hilfe von „Compatibility Analysis"

Von H. Engels

Departamento de Zoologia, Universidade de Coimbra, Portugal

Eingang des Ms. 3. 8. 1982

Abstract

The evolutionary history of Mediterranean mice (Genus Mus L.) with aid of „Compatibility Analysis"

Studied was the evolutionary history of 14 populations of mice (Genus *Mus* L.) from the Mediterranean region, Asia Minor, and Afghanistan with aid of compatibility analysis, „Prim"-networks, and hierarchical cluster analyses.

Morphological and fossil data indicate that immigration of mice into the Mediterranean region took place first in the eastern parts and started from Asia Minor. Separated phylogenetic lines may have led to feral mice of Greece, *Mus spretus* of North Africa and the Iberian Peninsula, and to the commensal stocks of the Mediterranean region. A further phylogenetic line leads (probably from mice of the Ukraine) to *Mus musculus spicilegus* of South eastern Europe.

There are also fossil indications that the spreading of farming cultures into the western Mediterranean regions was accompanied by immigrations of mice into these regions, which may have become possible by climatic changes and beginning formation of culture steppes. Morphological results indicate that parallel evolution and reversals of characters have commonly occured during evolutionary history of mice in the Mediterranean region.

Einleitung

Nach Schwarz und Schwarz (1943) erstreckt sich die ursprüngliche, natürliche Verbreitung der Hausmaus durch palaearktische Trockengebiete zwischen 44° und 36° N.B. von Spanien-Marokko bis Japan, wobei sie in dieser Zone vier wildlebende (ferale) Unterarten unterscheiden: *spretus* Lataste im äußersten Westen, *spicilegus* Pet. in Südosteuropa von Ungarn bis zur Wolga, *wagneri* Ev. in Zentral- und *manchu* Thom. in Ostasien. Daneben haben sich mehrfach halbkommensale und kommensale, an den Menschen angeschlossene Formen herausgebildet, zu denen der mediterrane *brevirostris* Waterhouse, der west- und mitteleuropäische *domesticus* Rutty sowie der osteuropäische *musculus* L. gehören.

Neuere Untersuchungen an mediterranen Hausmäusen haben gezeigt, daß *spretus* wahrscheinlich eine eigene Art darstellt (Britton et al. 1978; Pelz und Niethammer 1978), und daß eine in Griechenland verbreitete Freilandform möglicherweise ebenfalls artlich verschieden ist (Bonhomme et al. 1978; Engels 1980).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-0009 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 9–19
© 1983 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Da sich die systematische Stellung mediterraner Hausmäuse durch diese Arbeiten klarer abzuzeichnen beginnt, die phylogenetischen Beziehungen aber noch weitgehend unerforscht sind, soll hier eine Untersuchung ihrer Phylogenie und Ausbreitungsgeschichte anhand morphologischer Daten und mit Hilfe eines von Estabrook und Kent Fiala (1977, 1980) automatisierten, auf den phylogenetischen Prinzipien Hennigs (1950) beruhenden cladistischen Verfahrens erfolgen. In diesem Zusammenhang möchte ich zwei Regeln Hennigs anführen, die erkennen lassen, warum für die Untersuchung phylogenetischer Beziehungen morphologische Daten herangezogen werden und diese häufig auch für die Rekonstruktion der Ausbreitungsgeschichte verwendet werden können:

1. In der Regel gehen gleichzeitig mit der Ausbreitung einer Art gerichtete morphologische Veränderungen einher, so daß bei Kenntnis gerichteter Merkmalstransformationsreihen auch auf die Ausbreitungsgeschichte ihrer Merkmalsträger geschlossen werden kann (nach der „Progressionsregel" oder „law of parallelism between morphological and chorological progression" (Hennig 1950: 137 f.).

2. Weiterhin kann nach Hennig (1950: 194 f.) als „Grundregel für die Beziehungen zwischen der Verbreitung und der Verwandtschaft der taxonomischen Gruppen höherer Ordnungsstufe gelten, daß Artengruppen, die einer Abstammungsgemeinschaft angehören, auch in ihrer Verbreitung auf einheitliche Räume von einer bestimmten Geschlossenheit beschränkt sind. Sie spielt in der chorologischen Methode etwa dieselbe Rolle, wie bei den morphologischen Methoden der Satz, daß zwei Gruppen um so näher phylogenetisch miteinander verwandt sind, je ähnlicher sie einander sind."

Bei der Hausmaus ist jedoch die Neigung, sich dem Menschen anzuschließen, zu berücksichtigen. Es ist wahrscheinlich, daß die durch Handel und Verkehr bedingte Verschleppungsmöglichkeit erheblich zu ihrer Ausbreitung im mediterranen Raum beigetragen hat. In diesem Fall muß die „Grundregel" Hennigs versagen, während die Progressionsregel beschränkt anwendbar bleibt. Denn es ist nach einer Verschleppung ebenso wie bei der aktiven Ausbreitung in neue Lebensräume aufgrund verstärkter Selektionsdrücke mit Merkmalstransformationen zu rechnen. Die Beschränkung liegt allerdings darin, daß bei einer Verschleppung keine Merkmalstransformationsreihen zu erwarten sind, da keine langsame Progression gegen einen zunehmenden Selektionsdruck erfolgt, sondern einfache Merkmals-„sprünge", die als Apomorphismen erkannt werden können. Einfache Transformationen werden in einer „Compatibility-Analyse" ebenso wie kompliziertere Transformationsreihen zur Rekonstruktion phylogenetischer Stammbäume benützt. Ich habe deshalb mit Hilfe diese Methode versucht, die Ausbreitungsgeschichte zu rekonstruieren, was mir aufgrund der Progressionsregel berechtigt erscheint und habe die Ergebnisse auf Übereinstimmung mit der „Grundregel", d.h. geographischer Geschlossenheit nahverwandter Taxa, sowie auf Übereinstimmung mit palaeontologischen Ergebnissen hin untersucht.

Material und Methoden

Für die Untersuchung stand eine Datenmatrix (aus Engels 1980) mit arithmetischen Mitteln von 15 Schädel- und 2 Körpermaßen zur Verfügung, die an 14 Hausmauspopulationen aus dem Mittelmeergebiet, Kleinasien und Afghanistan genommen worden waren (Tab. 1).

Zusätzlich zu den Maßen in Engels (1980) wurden die Merkmale „Laktatdehydrogenase-B-Polymorphismus" und der „Quotient der Längen von M^1 zu M^{2+3}" verwendet. Da für das Merkmal LDH-B-Polymorphismus nicht in allen Populationen Beobachtungen vorlagen, mußten hypothetische Werte eingesetzt werden (in Tab. 3 mit Stern versehen). Merkmale und Abkürzungen wurden wie folgt verwendet: 1. Kopfrumpflänge (KR), laut Etikett; 2. Schwanzlänge (SL), laut Etikett; 3. Condylobasallänge (CBL); 4. Zygomatische Breite (ZYG); 5. Obere Zahnreihenlänge, an den Kronenrändern gemessen (OZR); 6. Interorbitalbreite (IOB); 7. Palatallänge (PAL); 8. Inzisivenbreite: Durchmesser der oberen Inzisiven in Schädelrichtung (ICB); 9. Nasalialänge (NASL); 10. Länge der Foramina incisivi (FOIL); 11. Hirnkapselbreite: Breite über den Jochbogenansätzen der Squamosa (HKB); 12. Diastemalänge (DIAL); 13. Länge der ersten oberen Molaren an den Kronenrändern (M^1); 14. Breite der M^1 (BM^1); 15. Abstand zwischen vorderem Kronenrand des M^2 und

Tabelle 1

Anzahl, Herkunft und Unterartzugehörigkeit der untersuchten Hausmauspopulationen

Nr.	Bisheriger Unterartname	Ökotyp	Herkunft	Signum	N
1	*brevirostris*	kommensal	Spanien und Portugal	SP+P (b)	33
2	*domesticus*	kommensal	Rheinland (Deutschl.)	RH	7
3	*spicilegus*	Freiland	Burgenland (Österreich)	BU	23
4	*bactrianus*	kommensal	Afghanistan	AF	16
5	*spretus*	Freiland	Tunesien	TU	11
6	*spretus*	Freiland	Spanien und Portugal	SP+P (s)	33
7	*spicilegus*	Freiland	Griechenland	GR	8
8	*spretus*	Freiland	Marokko	MA	14
9	*spretus*	Freiland	Südspanien	SP	22
10	*praetextus*	Freiland	Zypern	ZY	16
11	*praetextus*	Freiland	Sizilien	SI	26
12	*praetextus*	Freiland	Kreta	KR	6
13	*praetextus*	Freiland?	Türkei	TÜ	36
14	*praetextus*	Freiland	Libyen	LI	3

Die Unterartbezeichnungen entsprechen denen bei Reichstein (1978).

Tabelle 2

Festlegung der Polarität von Merkmalen nach dem Prinzip „common equal primitive" in dem Computerprogramm „Clinch"

Merkmal	Ausprägung und Kodierung in Clinch Plesiomorph	Apomorph	Verteilung der Stadien (A:B) i. d. Populationen
1 KR	groß (A)	klein (B)	7 : 7
2 SL	groß (A)	klein (B)	8 : 6
3 CBL	klein (A)	groß (B)	8 : 6
4 ZYG	groß (A)	klein (B)	7 : 7
5 OZR	groß (A)	klein (B)	8 : 6
6 IOB	klein (A)	groß (B)	8 : 6
7 PAL	klein (A)	groß (B)	9 : 5
8 ICB	klein (A)	groß (B)	8 : 6
9 NASL	klein (A)	groß (B)	9 : 5
10 FOIL	klein (A)	groß (B)	8 : 6
11 HKB	groß (A)	klein (B)	8 : 6
12 DIAL	klein (A)	groß (B)	8 : 6
13 M^1	groß (A)	klein (B)	9 : 5
14 BM^1	klein (A)	groß (B)	8 : 6
15 M^{2+3}	klein (A)	groß (B)	8 : 6
16 AM^1	groß (A)	klein (B)	7 : 7
17 Einbiß	vorh. (A)	nichtvorh. (B)	9 : 5
18 LDH-B	monomorph (A)	polymorph (B)	4 : 4
19 M^1/M^{2+3}	klein (A)	groß (B)	8 : 6

Aus den in Tab. 2 nach dem Prinzip „common equal primitive" festgelegten Merkmalspolaritäten geht hervor, daß der Hausmausschädel während der evolutiven Abwandlung eine Streckung erfährt, d. h. seine Proportionen ändert. Es scheint, daß damit eine Tendenz beibehalten wird, die auch während des Wachstums besteht (Engels 1979).

hinterem Kronenrand des M^3 (M^{2+3}); 16. Geringster Abstand zwischen den ersten oberen Molaren (AM^1); 17. Auftreten bzw. Ausprägung einer Kerbe an den oberen Inzisiven (Einbiß); 18. Auftreten eines Polymorphismus in der LDH-B (LDH-B); 19. Quotient der Maße M^1 zu M^{2+3} (M^1/M^{2+3}).

Anhand dieser Merkmale wurde eine phylogenetische Analyse (Compatibility analysis) mit einem von Kent Fiala und G. Estabrook angefertigten Computerprogramm („Clinch"-Version 3, 1980)

Tabelle 3

Datenmatrix für 14 Hausmauspopulationen nach Transformation der quantitativen in qualitative Merkmale

(Kodierung der Merkmalsstadien wie in Tab. 2, hypothet. Werte mit Stern versehen)

Population/Merkmal	1 2 3 4 5	6 7 8 9 0	1 1 1 1 1 1 2 3 4 5	1 1 1 1 6 7 8 9
1 SP+P (b)	AAABB	AAAAA	BABAA	BAA B
2 RH	AABAB	BBABA	ABAAA	BAA B
3 BU	BCABB	AAAAA	BABAA	BAA A
4 AF	BABAA	BABBB	ABABB	ABA*B
5 TU	BBABA	AAAAB	BAABB	BBB A
6 SP+P (s)	BBABA	AABAA	BBAAA	ABB A
7 GR	ABBAA	BBBBB	ABABB	AAA A
8 MA	BBABA	ABBAA	BBBAB	ABB A
9 SP	ABBAA	ABBBA	BAAAB	ABB A
10 ZY	AABAB	AAAAB	AABAA	BAA*A
11 SI	BAABB	BAAAA	AABBA	BAA*B
12 KR	AAAAB	AAAAB	AAAAA	AAA*B
13 TÜ	AABAA	BBBBB	ABABB	AAA*A
14 LI	BAABA	BAAAA	AAABA	BAA*B

durchgeführt. Mit Hilfe dieses Programms wird die Verträglichkeit (compatibility) von Merkmalstransformationsreihen („cladistic characters") untersucht, wobei alle untereinander kompatiblen Merkmale zu einem sog. „Clique" zusammengefaßt werden. Dieser wird für die Rekonstruktion des phylogenetischen Stammbaumes verwendet. Als kompatible Merkmale werden solche aufgefaßt, die nach Festlegung der evolutiven Merkmalspolarität auf einem hypothetischen phylogenetischen Stammbaum keine Parallelevolution oder reversible Evolution (reversals) zeigen. Solche Merkmale sind auf dem hypothetischen Stammbaum konvex, d. h. die kürzeste Verbindung zwischen den Merkmalsträgern mit gleichen Merkmalsstadien führt auf dem Stammbaum nicht aus dieser Menge heraus (Estabrook 1977).

Da normalerweise mehrere „Cliques" gefunden werden, muß derjenige ausgewählt werden, welcher mit größter Wahrscheinlichkeit die Rekonstruktion des historisch korrekten phylogenetischen Stammbaumes verspricht. Hierzu werden verschiedene Zusatzkriterien benötigt, wie z. B. „Größe des cliques", „Anzahl beobachtbarer Synapomorphien", „Cliques, welche besonders hoch zu bewertende Merkmale enthalten, d. h. solche, die in gut abgrenzbaren Stadien vorliegen oder für die die Richtung der Transformation gut bekannt ist".

Falls die Richtung der Merkmalsprogression nicht bekannt ist, wird in dem Computerprogramm „Clinch" die Evolutionsrichtung nach dem Prinzip „Ursprüngliche Merkmale (oder Merkmalsausprägungen) sind wahrscheinlich innerhalb der Gruppe der zu untersuchenden Taxa häufiger anzutreffen als abgeleitete" festgelegt. Es handelt sich also bei der Bestimmung der Merkmalspolarität um eine „Ingroup-Analysis" oder in der von Estabrook verwendeten Terminologie um eine Merkmalskonstruktion nach dem Prinzip „common equal primitive". Quantitative Merkmale müssen stets in qualitative umgewandelt werden.

Da die Merkmale der aus Engels (1980) stammenden Datenmatrix vorwiegend quantitativ sind, wurden sie zuvor in qualitative mit zwei Stadien transformiert, wobei für die Festlegung der Grenze zwischen den beiden Stadien das arithmetische Mittel verwendet wurde (z. B.: A: Ausprägung kleiner als arithmetisches Mittel der Population; B: Ausprägung größer als arithmetisches Mittel der Population). Die Anwendung des arithmetischen Mittels als Grenze für eine Aufteilung in 2 Merkmalszustände führt dazu, daß im Durchschnitt weiter vom Mittel entfernte Werte auf derjenigen Seite liegen, die mit weniger Beobachtungen besetzt ist. Bei der Festlegung der Merkmalspolarität erhalten solche Werte das Attribut „abgeleitet", was der Vorstellung entspricht, daß „extreme" Merkmalsausprägungen innerhalb einer systematischen Gruppe wahrscheinlich „abgeleitete" Zustände repräsentieren. Ergänzend zu der „Compatibility-Analysis" habe ich für die ursprüngliche sowie für die „common equal primitive"-transformierte Datenmatrix ein sog. „Prim-Network" berechnet, bei dem die Gesamtlänge, die sich aus den absoluten phylogenetischen (oder phänetischen) Abständen zwischen den Taxa (auch als Manhatten-Abstände bezeichnet) zusammensetzt, minimiert wird (Farris 1970). Im Gegensatz zu der „Compatibility-Analysis" wird auf dem „Prim-Network" parallele und reversible Evolution zugelassen. Zum Vergleich mit den „phylogenetischen" Methoden habe ich verschiedene hierarchische Clusteranalysen (single linkage, complete linkage und average linkage)

durchgeführt. Das „Prim-Network" wurde auf einem Sinclair-ZX 81 Microprocessor berechnet, während die Clusteranalysen mit Hilfe eines Programmes von MATHER (1976) auf einem Sigma-5-Computer von Rank-Xerox berechnet wurden. Die „Compatibility Analyse" wurde ebenfalls auf diesem Computer durchgeführt.

Für die Berechnung der Phänogramme sowie das auf der ursprünglichen Datenmatrix beruhende „Prim-network" wurden die Merkmale 18 und 19 (LDH-B und M^1/M^{2+3}) nicht verwendet.

Ergebnisse

Die „Compatibility"-Analyse mit 19 „common equal primitive" kodierten Merkmalen ergab 5 „cliques" mit je 3 kompatiblen Merkmalen, denen die folgenden Hypothesen zur Verwandtschaft und Ausbreitungsgeschichte der mediterranen Hausmäuse entsprechen:

Clique 1 enthält die Merkmale LDH, SL und OZR. In Abb. 1 werden in dem zugehörigen „Phylogramm" die Populationen aus Afghanistan, der Türkei und Libyen als Stammgruppe angenommen, wobei jedoch zu berücksichtigen ist, daß die drei „clique 1" bildende Merkmale wahrscheinlich nicht für eine Unterscheidung aller ursprünglichen und abgeleiteten Gruppen ausreichen. Von der Stammgruppe, die aus diesem Grunde möglicherweise zu umfassend gewählt wurde, erfolgt eine Aufspaltung in zwei getrennten Linien, einer Linie mit freilebenden Hausmäusen Griechenlands und dem westmediterranen *Mus spretus,* sowie einer zweiten Linie mit (halb)kommensalen Hausmäusen des Mittelmeergebietes und der Population aus dem Rheinland. Die Ableitung des österreichischen *M. m. spicilegus* von kommensalen Formen in Abb. 1 scheint jedoch fraglich, und eher auf falsch bewerteter Parallelevolution von Merkmalen zu beruhen. Hierfür spricht vor allem das Anlegen von Vorratshügeln bei *spicilegus* (FESTETICS 1961), das nicht als eine sekundäre Anpassung von ursprünglich kommensalen Formen an eine ferale Lebensweise gedeutet werden kann.

Clique 2 enthält die Merkmale LDH, SL und M^1/M^{2+3}. In Abb. 2 werden hierzu die Populationen aus der Türkei und Zypern als Stammgruppe angenommen. Es findet gleichfalls eine Aufspaltung, diesmal jedoch mit *spicilegus* als selbständigem Zweig, von Kleinasien aus statt.

Clique 3 enthält die Merkmale LDH, OZR und Einbiß. In dem zugehörigen "Phylogramm" (Abb. 3) werden die Populationen aus der Türkei, Griechenland und Libyen als Stammgruppe angenommen. Aus den weiteren Phylogrammen zu clique 4 mit den Merkmalen LDH, HKB und IOB (Abb. 4) und clique 5 mit den Merkmalen ZYG, CBL und NASL (Abb. 5) geht ebenfalls eine Merkmalsprogression bzw. Ausbreitungsrichtung vom ostmediterranen in den westmediterranen Raum hervor. In allen Phylogrammen sind Populationen aus Kleinasien in der Stammgruppe enthalten. Dies spricht für Kleinasien als primäres Radiationszentrum.

Da die geringe Anzahl kompatibler Merkmale in den cliques 1–5 wahrscheinlich auf häufig erfolgter Parallelevolution oder reversibler Evolution beruht, habe ich versucht, aus den Phylogrammen 1–4, die (im Gegensatz zu Abb. 5) *Mus spretus* als geschlossene Gruppe abgrenzen und die phänetische Ähnlichkeit besser widerspiegeln (Abb. 9–11), ein weiteres Phylogramm zu konstruieren. welches aufgrund der vermehrten Anzahl von Merkmalen eine detailliertere Auflösung in ursprüngliche und abgeleitete Gruppen zuläßt (Abb. 6).

Es handelt sich dabei nicht um eine nach dem Parsimonitätsprinzip aufgestellte Lösung, bei der die Anzahl der erforderlichen Evolutionsschritte minimal ist, wie aus dem Vergleich mit einem nach dem „principle of parsimony" aufgestellten „Prim-Network" (Abb. 7) hervorgeht. Unter Beibehaltung der topologischen Strukturen und bei Verwendung der zur Konstruktion der Phylogramme 1–4 benutzten Merkmale sind in Abb. 6 zwar nur zweidrittel soviele Evolutionsschritte (18 anstelle von 26) nötig wie in Abb. 7, unter Verwendung sämtlicher Merkmale der Datenmatrix aus Tab. 3 jedoch etwa doppelt

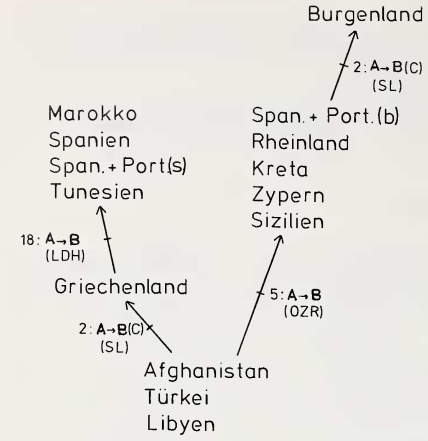


Abb. 1. Phylogramm zu Clique 1 mit den Merkmalen LDH, SL und OZR

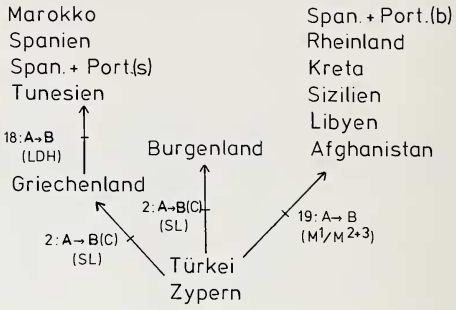


Abb. 2. Phylogramm zu Clique 2 mit den Merkmalen LDH, SL und M^1/M^{2+3}

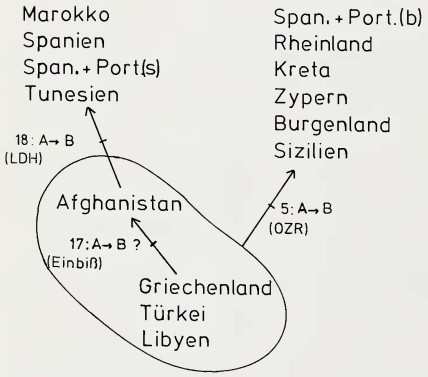


Abb. 3. Phylogramm zu Clique 3 mit den Merkmalen LDH, OZR und Einbiß

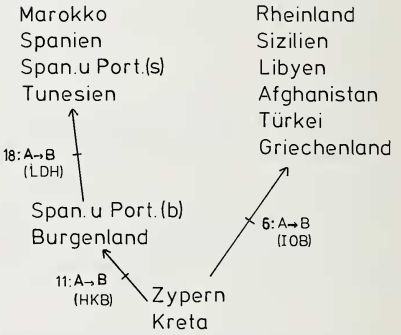


Abb. 4. Phylogramm zu Clique 4 mit den Merkmalen LDH, HKB und IOB

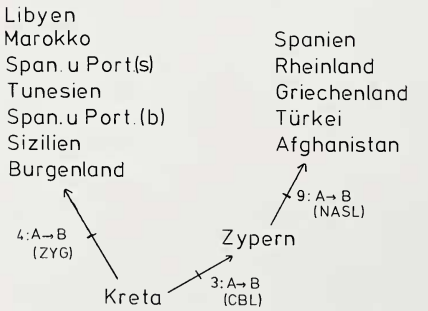


Abb. 5. Phylogramm zu Clique 5 mit den Merkmalen ZYG, CBL und NASL

soviele (65 anstelle von 38). Hier kommt ebenfalls gut zum Ausdruck, daß Parallel- und möglicherweise auch reversible Evolution ein häufiges Ereignis während der Phylogenie der mediterranen Hausmäuse gewesen sein müssen.

In dem Prim-Network der Abb. 8, das mit Hilfe der untransformierten Datenmatrix errichtet wurde, werden zwischen die Populationen von Türkei, Afghanistan und Griechenland die Populationen von Kreta und Zypern eingeschaltet, wodurch die „geographische Geschlossenheit" auf dem Netzwerk vergrößert wird.

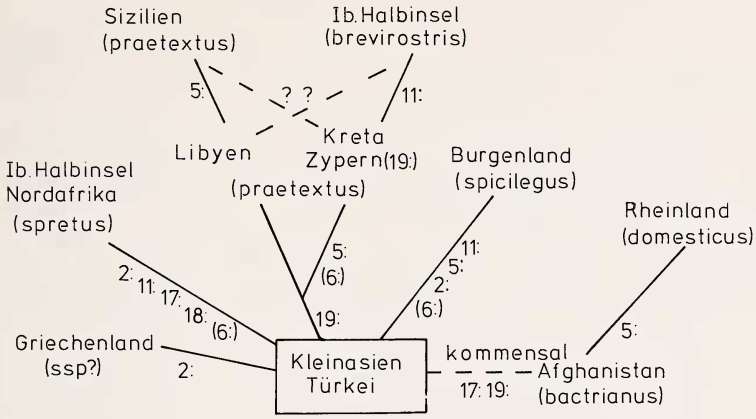
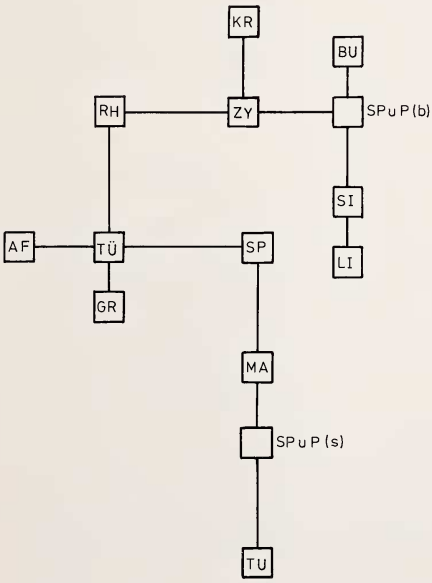


Abb. 6. Aus den Phylogrammen 1–4 unter Berücksichtigung möglicher Parallel- und reversibler Evolution rekonstruiertes Ausbreitungsschema. Merkmalsübergänge sind als Zahlen eingezeichnet, „reversals" durch Einklammern kenntlich gemacht



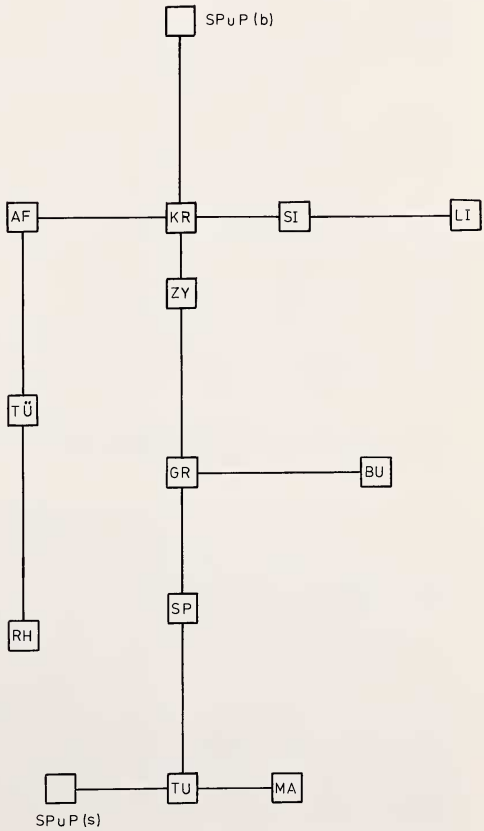


Abb. 7 (oben). „Prim-network" zu der „common equal primitive" transformierten Datenmatrix

Abb. 8 (rechts). „Prim-network" zu der Datenmatrix aus Engels (1980)

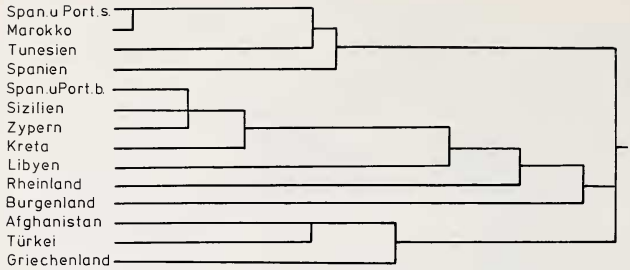


Abb. 9. Phänogramm für die mittels einer „single linkage" Clusteranalyse gruppierten Hausmauspopulationen

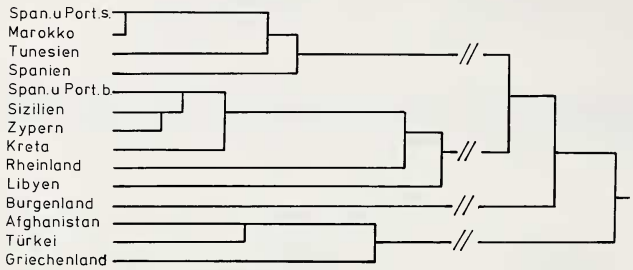


Abb. 10. Phänogramm für die mittels einer „complete linkage" Clusteranalyse gruppierten Hausmauspopulationen

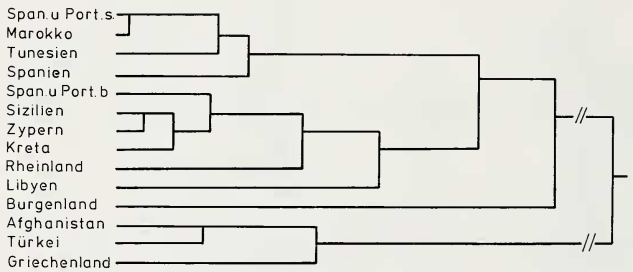


Abb. 11. Phänogramm für die mittels einer „average linkage" Clusteranalyse gruppierten Hausmauspopulationen

Weiterhin kann aus den Abb. 6–8 im Gegensatz zu den Phänogrammen in Abb. 9–11 auf eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Hausmäusen aus der Türkei und Afghanistan und den kommensalen Hausmäusen aus dem Rheinland geschlossen werden. Der nicht in die Analyse aufgenommene *M. m. abbotti* ähnelt in den Schädelmaßen der *praetextus* Population aus der Türkei, entspricht in den oberen Zahnreihenlängen allerdings mehr *M. m. brevirostris*. Hier kommt ebenfalls die Möglichkeit einer näheren verwandtschaftlichen Beziehung zwischen kommensalen Formen Westeuropas und Asiens zum Ausdruck, wie sie auch von Zimmermann (1949) angenommen werden.

Diskussion

Die Gültigkeit der mit Hilfe des Computerprogrammes „Clinch" aufgestellten Hypothesen hängt entscheidend davon ab, ob die Festlegung der Merkmalspolaritäten der historisch korrekten, phylogenetischen Merkmalsprogression entspricht. Geographische und fossile Daten bilden hierfür häufig das geeignete Testmaterial. Ich möchte deshalb nun überprüfen, ob die mit Hilfe morphologischer Daten gewonnenen Ergebnisse sich auch durch Fossildaten belegen lassen:

Nach Reichstein (1978) gibt es erste sichere fossile Nachweise der Hausmaus für Europa aus dem frühen Mittelpleistozän (vor ca. 500 000 Jahren) aus Kalkschlämmen in Ungarn (Jánossy 1961). Aus dem Mittelpleistozän (Latomi 1) von Chios (Storch 1975) und aus etwa zeitgleichen Ablagerungen vom griechischen Festland (van der Weerd 1973) sind ebenfalls Hausmäuse bekannt. Für das östliche Mittelmeergebiet (Oumm-Höhle in Israel) beschreibt Tchernov (1968) Hausmäuse aus dem Acheuléen (Mindel-Riß-Interglazial, 150 000 Jahre alt). Ebenfalls aus dem mittleren Pleistozähn und dem Jungpleistozän (das jedoch bis 10 000 v. Chr. reicht) stammen Funde der Hausmaus von Kreta (Kuss und

Misonne 1968), Zypern (van der Weerd 1973) und aus Marokko (Jaeger 1970; Jaeger und Martin 1971).

Aus Italien (Pasa 1953), von Malta (Storch 1970), von Mallorca (Uerpmann 1969, 1976), aus S-Spanien, Mittelportugal (Storch und Uerpmann 1969, 1976) sowie aus Norddeutschland (Reichstein 1974) sind jedoch nur holozäne Funde der Hausmaus, vorwiegend ab der Bronzezeit, bekannt.

Eine zeitlich geographisch feststellbare Ost-Westkorrelation in den Fossilfunden im Mittelmeergebiet und die große Spanne zwischen dem ersten, ungarischen und den mediterranen Funden deuten an, daß die Hausmaus wahrscheinlich (in mehreren Wellen) von Asien aus vorgedrungen ist. Nach Phylogramm 6 und dem „Prim-Network" in Abb. 8 kommt eine Abstammung der ungarischen Hausmäuse von kleinasiatischen oder griechischen Formen in Betracht. Es ist aber anzunehmen, daß nähere Verwandschaft mit rumänischen, bulgarischen, südjugoslawischen und ukrainischen Hausmäusen besteht, bei denen ebenso wie bei dem ungarischen *spicilegus* ein Anlegen von Vorratshügeln beschrieben wurde (Festetics 1961). Da die Hausmäuse aus diesen Gebieten jedoch morphologisch nicht untersucht wurden, muß eine Entscheidung darüber abgewartet werden. Schließlich kommt für eine phylogenetische Rekonstruktion erschwerend hinzu, daß aufgrund eiszeitlicher Klimaschwankungen eine mehrfache Besiedelung der ungarischen Tiefebene erfolgt sein muß. Die frühen Fossilfunde im östlichen Mittelmeerraum lassen auf eine Einwanderung von Kleinasien aus in das Mittelmeergebiet schließen, was den morphologischen Ergebnissen entspricht. Das frühe fossile Auftreten der Hausmaus in Nordafrika sowie eine bei rezenten *Mus spretus* erkannte, genetische Isolation gegenüber *Mus musculus* (Pelz und Niethammer 1978) sind Anzeichen dafür, daß der südmediterrane Raum früher besiedelt wurde als zentral- und nordmediterrane Gebiete. Aus der Abfolge der Fossilfunde geht deshalb ebenfalls wie aus den morphologischen Daten hervor, daß das Mittelmeergebiet in mehreren Linien von Kleinasien aus besiedelt wurde.

Weitere Einzelheiten lassen sich jedoch kaum anhand der vorliegenden Daten ableiten, da sich während der Analyse auch gezeigt hat, daß Parallel- und reversible Evolution anscheinend während der Ausbreitung ein häufiges Ereignis gewesen sein müssen.

Abschließend soll auf einen möglichen Zusammenhang zwischen der Ausbreitung der Hausmaus und der Ausbreitung des Ackerbaues nach Europa hingewiesen werden: Die Besiedelung Europas durch Bauernstämme hat nach Waterbolk (1968) zwischen 6000 und 3000 v. Chr. stattgefunden und mit einer Einwanderung von Kleinasien aus nach Griechenland begonnen. Nach einer Besiedelung der ungarischen Tiefebene, Teilen Südjugoslawiens, Rumäniens, Bulgariens und Süditaliens um 5000 v. Chr. haben sich ackerbaubetreibende Völker um 4500 v. Chr. auf der Iberischen Halbinsel ausgebreitet. Etwa zeitgleiche Nachweise von Hausmäusen in Süditalien und auf der Iberischen Halbinsel lassen vermuten, daß infolge nacheiszeitlicher Klimaverbesserungen sowie der Entstehung von Kultursteppen eine Ausbreitung bzw. Einschleppung der Hausmaus in westmediterrane Gebiete ermöglicht wurde.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Zoologisches Institut Bonn, sei für die Durchsicht des Manuskripts herzlich gedankt. Dem DAAD und Herrn Prof. Dr. Pato de Carvalho des Zoologischen Institutes in Coimbra möchte ich für finanzielle Unterstützung sowie die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes im Rahmen eines wissenschaftlichen Austausches danken.

Zusammenfassung

Eine morphologische Untersuchung zur Ausbreitungsgeschichte von mediterranen Hausmäusen anhand von 14 Hausmauspopulationen aus dem Mittelmeergebiet, Kleinasien und Afghanistan und mit Hilfe von „Compatibility-Analysis", „Prim-Networks" und hierarchischen Cluster-Verfahren läßt darauf schließen, daß die Besiedlung des Mittelmeerraumes in mehreren, getrennten Linien erfolgt ist. Es führt wahrscheinlich je eine Abstammungslinie zu den freilebenden griechischen Hausmäusen,

Mus spretus aus Nordafrika und von der Iberischen Halbinsel, den halbkommensalen und kommensalen Hausmäusen des Mittelmeergebietes und eine entferntere Linie (vielleicht über ukrainische Hausmäuse) zu dem südosteuropäischen *Mus musculus spicilegus*. Weiterhin gibt es Hinweise dafür, daß eine Ausbreitung in den westlichen Mittelmeerraum parallel zu einer Ausbreitung von Bauernkulturen in dieses Gebiet infolge postglazialer Klimavebesserungen und der Entstehung von Kultursteppen erfolgte.

In der morphologischen Analyse ist zum Ausdruck gekommen, daß Parallel- und reversible Evolution wahrscheinlich während der Ausbreitung häufig erfolgt sind.

Literature

Bonhomme, F.; Britton-Davidian, J.; Thaler, L.; Triantaphyllidis, D. (1978): Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce, démontré par la génétique biochimique. C. R. Acad. Sc. Paris **287**, sér. D. 631–633.

Britton, J.; Thaler, L. (1977): Evidence for the presence of two sympatric species of mice (Genus *Mus* L.) in southern France based on biochemical genetics. Biochem. Gen. **16**, 213–225.

Cristaldi, M.; Federici, R. (1980): Conseguenze Storico-Evolutive del Commensalismo del Toplino delle Case *Mus musculus* con la Specie Umana. Milano: Unicopli.

Engels, H. (1979): Das postnatale Schädelwachstum bei der Hausmaus *Mus musculus* L., und bei zwei verschieden großen Unterarten der Feldmaus *Microtus arvalis Pallas*, 1779. Gegenbauers morph. Jb. **125**, 218–237, 324–348, 550–571.

Engels, H. (1980): Zur Biometrie und Taxonomie von Hausmäusen (Genus *Mus* L.) aus dem Mittelmeergebiet. Z. Säugetierkunde **45**, 366–375.

Estabrook, G. F.; Strauch, L. G. Jr.; Fiala, K. (1977): An application of compatibility analysis to the Blackith's data on orthopteroid insects. Syst. Zool. **26**, 269–276.

Estabrook, G. F.; Meacham, C. A. (1979): How to determine the compatibility of undirected Character State Trees. Mathematical Biosciences **46**, 251–256.

Farris, J. S. (1970): Methods for Computing Wagner Trees. Syst. Zool. **19**, 83–92.

Festetics, A. (1961): Ährenmaushügel in Österreich. Z. Säugetierkunde **26**, 113–125.

Hennig, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutscher Zentralverlag.

Jaeger, J. J. (1970): Découverte au Jebel Irhoud des premières faunes de rongeurs du Pleistocène inférieur et moyen du Maroc. C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci. Paris **270**, D, 920–923.

Jaeger, J. J.; Martin, J. (1971): Découverte au Maroc des premiers micromammifères du Pontien d'Afrique. C. R. Acad. Sci. Paris **272**, 215–218.

Jánossy, D. (1961): Die Entwicklung der Kleinsäugetierfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). Z. Säugetierkunde **26**, 40–50.

Kuss, S. E.; Misonne, X. (1968): Pleistozäne Muriden der Insel Kreta. N. Jb. Geol. Palaeont. Abh. **132**, 55–69.

Mather, P. M. (1976): Computational methods of multivariate analysis in physical geography. London: John Wiley and Sons.

Pasa, A. (1953): Primi resultati dell'indagine paleontologica sui materiali scavati nelle grotte di S. Cassiano (Colli Iberici-Vicenza). Ann. Univ. Ferrara-Nuova serie Sez. 9 Scienze Geologiche e paleontologiche, Fasc. I. 169–183.

Pelz, H.-J.; Niethammer, J. (1978): Kreuzungsversuche zwischen Labor-Hausmäusen und *Mus spretus* aus Portugal. Z. Säugetierkunde **43**, 302–304.

Reichstein, H. (1974): Bemerkungen zur Verbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus* L.) an Hand jüngerer Knochenfunde aus Haithabu (Ausgrabung 1966–1969). Heimat (Neumünster) **83**, 1–4.

Reichstein, H. (1978): *Mus musculus* Linnaeus, 1758 – Hausmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Hrsg. van J. Niethammer und F. Krapp. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.

Schwarz, E.; Schwarz, H. K. (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* L., J. Mammalogy **24**, 59–72.

Storch, G. (1970): Holozäne Kleinsäugerfunde aus der Ghar Dalam-Höhle, Malta. Senckenbergiana biol. **51**, 135–145.

Storch, G. (1975): Eine mittelpleistozäne Nager-Fauna von der Insel Chios, Ägäis. Senckenbergiana biol. **56**, 165–189.

Storch, G.; Uerpmann, H. P. (1976): Die Kleinsäuger Knochen vom Castro do Zambujal. In: Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel. Hrsg. von J. Boessneck und A. v. d. Driesch. München, Bd. 5, 130–138.

Tchernov, E. (1968): Succession of rodent faunas during the upper pleistocene of Isreal. Mammalia depicta. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

Uerpmann, H. P. (1970): Die Tierknochenfunde aus der Talayot-Siedlung von S'illot (San Lorenzo/Mallorca) Diss. München.

Van der Weerd, A. (1973): Rodentia from pleistocene fissure filling near Athens. Proceedings K. Ned. Akad. Wet. (Phis. Sci.) **76**, 148–166.
Waterbolk, H. T. (1968): Food production on prehistoric Europe. Science **162**, 1093–1102.
Zimmermann, K. (1949): Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Hausmäuse. Zool. Jb. (Syst.) 78, 302–322.

Anschrift des Verfassers: Dr. Horst Engels, Departamento de Zoologia, Universidade de Coimbra, Portugal

Age determination and mortality of the nutria *(Myocastor coypus)* in Maryland, U.S.A.[1]

By G. R. Willner, K. R. Dixon, and J. A. Chapman

Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland

Receipt of Ms. 10. 6. 1982

Abstract

Male and female nutria were collected from the eastern shore of Maryland between 1974 and 1977. Data on body measurements from these animals were used to develop models to determine the ages of nutria. These age estimates then were used to construct a life table for the nutria population. The measurements utilized to age nutria included body lengths, body weights, tooth eruption, and hind foot lengths. The tooth eruption techniques permitted separation of nutria into distinct age classes. Eighty percent of the nutria were classified as two years old or younger.

Three models were compared to determine the age of nutria by body measurements. The model of best fit was $Y = (Y_{max} - Y_o)(1 - e^{-bt}) + Y_o$ where Y_{max} and Y_o are the maximum and minimum values of the dependent variable respectively, and t is the age. Based on various validation analyses, this model accurately predicted age by body length and hind foot length. An age distribution for males and females measured and released in the field was calculated. Females collected in year 1975 were used to construct a mortality schedule. Eighty percent mortality occurred in the first year of life, declining slightly in age class 2 and 3.

Introduction

There has never been a definitive study on the population dynamics and age structure of nutria *(Myocastor coypus)* populations. The reason for this has been attributed to the lack of adequate techniques for the determination of age of nutria in the field. Two recent papers have shown that a relationship between body weight and age does exist (Dixon et al. 1979; Willner et al. 1980). The purpose of this study is to present data on age-specific body weights, hind foot lengths and body lengths of male and female nutria for the development of a model that can be used to predict age by body measurements, and to develop a life table for Maryland nutria.

[1] Contribution Number 1360 – AEL of the University of Maryland, Center for Environmental and Estuarine Studies, Appalachian Environmental Laboratory. Financial support for this study was provided in part by the Federal Aid to Wildlife Restoration Act for Maryland W–49–R. Computer support was provided by the University of Maryland Computer Science Center.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/83/4801-19 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 48 (1983) 19–34
© 1983 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7